УДК 595.77

К. В. Скуфьин

РОЛЬ ДВУКРЫЛЫХ В БИОЦЕНОЗАХ И СОВРЕМЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ ДИПТЕРОЛОГИИ

Среди высших новокрылых насекомых с полным превращением отряд двукрылых едва ли не самый своеобразный. Не обладая сложными формами поведения, свойственными перепончатокрылым, крепким хитиновым покровом жесткокрылых и мощными челюстями, характерными для гусениц чешуекрылых, двукрылые еще в мезозое пошли по самостоятельному эволюционному пути в составе мекоптероидного комплекса: сочетание предельной эмбрионизации личинки, максимального гистолиза тканей в предкуколочной фазе, развитие целого набора трофических адаптаций личинки с не менее глубоким совершенствованием поискового полета имаго, направляемого тонко действующими и, как правило, узко специализированными органами чувств и четко спрограммированными действиями в определенной среде (Кривошеина, 1969). Как указывал Б. Б. Родендорф (1964, с. 12—13), «эти черты свидетельствуют, с одной стороны, об обитании личинок в толще плотного или жидкого субстрата, точнее говоря, в толще вещества, служившего пищей, в котором передвижение личинки было ограничено и затруднено, и, с другой стороны, об увеличении активности в жизни крылатой фазы, для которой значение полета в жизнедеятельности было велико». Характерный для голометаболии контраст двух способов существования личинки и имаго у Diptera достигает наивысшего выражения, а то же время не только сохраняется, но и усиливается энергетическая связь этих двух способов существования при некотором нарастании примата в этой связи на стороне личинки, которая, по мнению В. Г. Ковалева (1981, с. 128), «была в эволюционной траектории двукрылых «ведущей», а не «ведомой». Для личинок двукрылых с самого начала их эволюции было характерным погружение в субстрат или целиком, или (в среде бедной кислородом) частично, в связи с чем возникло соответствующее переформирование системы дыхалец, а также, нередко, и метаболизма (Кривошеина, 1969). Физическая фазность субстрата древних двукрылых, по-видимому, тяготела в сторону полужидкой с отклонением у одних групп в сторону жидкой, водной (Chironomidae, Chaoborinae), у других — в сторону плотной или рыхловлажной, но с обязательным сохранением определенного участка водного компонента (большинство Tipulomorpha). Богатые крупным или более мелким детритом полужидкие или рыхловлажные субстраты с высокой потенциальной энергетикой служили, видимо, основной средой, осваиваемой первичными двукрылыми, в которой и формировались черты строения личинок с малой подвижностью тела и нетребовательностью к стерильности пищи. Наоборот, наряду с использованием энергии, заключенной в самих частицах детрита, все большую долю необходимой им энергии личинки извлекают из обрастающих частицы гифов грибов и пленочных скоплений бактерий. С течением времени развивается и внекишечное пищеварение. Сравнительно рано появляется хищничество личинок, позднее — фитофагия и паразитизм. Развитие поискового полета имаго обусловило не только возможность их питания за счет узко локальных источников (натеки на деревьях, нектар и пыльца цветов, кровь животных, дисперсная охотничья добыча), но и выработку параллельной способности пристраивать свои яйца и будущих личинок на узко локальные порции полужидкого

или влажного и питательного субстрата, в частности таких, как «водоемчики» в дуплах деревьев и даже в пазухах листьев, опавшие плоды, скопления компоста, гниющие стволы деревьев, помет и трупы животных, их раны, субстрат гнезд и нор, а у фитофагов — зреющие плоды, семена, корнеплоды, развивающиеся почки, побеги, цветы, плодовые тела грибов и т. п. Конечно, на эти источники пищи могут претендовать представители и других отрядов насекомых, например жесткокрылых, в связи с чем возникает конкуренция, тем не менее именно двукрылые наиболее приспособлены к такого рода пище, побеждая в конкуренции с другими отрядами, главным образом, за счет быстроты нахождения дисперсных пищевых субстратов и скорости их обработки. Проблема быстроты здесь особенно важна, поскольку подобного рода субстраты или высыхают, или, при более влажной погоде, быстро разлагаются. Существенно также, что двукрылые смогли, в отличие от большинства других насекомых, смягчить конкуренцию с бактериями и грибами за пищу, просто поедая их вместе с пищей или используя внекишечное пищеварение.

Такие пищевые возможности личинок, дифференцировавшиеся с течением времени и подкрепленные не менее широкими возможностями сложного полета имаго, обусловили определенное и немаловажное значение двукрылых как участников основных гомеостатических функций природных и антропических экосистем или биогеоценозов. Основными функциями, определяющими жизнь любой экосистемы, являются трофические отношения между автотрофами, гетеротрофами и минерализаторами (редуцентами) всей остаточной органической продукции, имеющие вид каскадного потока энергии и круговорота веществ, обеспечивающего относительную стабильность и гомеостаз всей системы. По данным Макфедьена (1965), двукрылые в трофических цепях лугового сообщества по уровню метаболизма уступают из насекомых только ногохвосткам и жукам, а по биомассе превосходят и жуков. По данным М. С. Гилярова (1965), личинки двукрылых доминируют во всех лесных почвах с выраженной подстилкой или с развитым аккумулятивным горизонтом, уступая по биомассе лишь дождевым червям. Одних бибионид насчитывается местами от 200 до 1000 экз/м^2 (Кривошеина, 1969). Личинки хирономид занимают, как известно, видное место в питании бентосоядных рыб, оспариваемое лишь моллюсками и олигохетами. В тундровых водоемах личинки хирономид и кулицид доминируют в питании водоплавающих птиц, а в лесах личинки двукрылых — существенный элемент питания диких куриных. Важное место принадлежит взрослым двукрылым в питании воробьиных птиц — ласточек, стрижей, мухоловок, а также стрекоз и хищных ос-бембиксов.

Необходимую им энергию двукрылые в основном черпают в детритных пищевых цепях, «зарабатывая» ее участием в разложении отмершего органического вещества. Что же касается фитофагии, исторически возникшей у двукрылых позднее сапрофагии, то она до сих пор играет довольно скромную роль в создании вторичной продукции, или продукции второго трофического слоя. По мнению Б. Б. Родендорфа (1964), переход к фитофагии в наземных условиях осуществлялся путем ухода личинок внутрь живого тела растений как в убежище от сухости континентального климата. Так возникал эндофитобиоз, который и привел к развитию фитофагии, имеющей характер паразитизма на растениях. Аналогию этому мы видим в происхождении фитофагии у нематод. Эндофитобиоз, полный у минеров и обитателей плодов и корнеплодов, и частичный у обитателей почек, побегов и цветков, более или менее широко встречается у растительноядных личинок Cecidomyiidae, Syrphidae, Tephritidae, Agromyzidae, Chloropidae, Otitidae, Sciomyzidae, Lonchaeidae, Ephydridae и др. Фитофагия, не связанная с эндофитобиозом, наблюдается у более примитивных групп (Bibionidae, Cylindrotomidae), откусывающих кусочки растительных тканей с поверхности.

В планктонном питании личинок кровососущих комаров и мошек симулиид известное место занимают одноклеточные водоросли, хотя здесь фитофагия комбинируется с сапрофагией и имеет характер смешанного питания. В создании вторичной продукции место двукрылых невелико и ограничивается в основном личиночной фазой, тем не менее отрицательное влияние эндофитобиозных личинок на жизнь растений значительно и непропорционально их биомассе в связи с локализацией личинок в генеративных органах или вблизи точек роста вегетативных побегов. Это влияние может сдерживаться лишь развитием иммунности у растений.

Среди биогеоценотических функций двукрылых особое место занимает антофилия — посещение цветков для питания нектаром или пыльцой, реже — для схватывания добычи на цветке или для укрытия в нем. На значение двукрылых как посетителей и опылителей цветков обратил внимание Э. К. Гринфельд (1955). По сравнению с перепончатокрылыми, двукрылые опылители менее требовательны к теплу, и поэтому их роль в опылении растений особенно значительна на севере и в горах. Чаще всего на цветках встречаются Syrphidae, Muscidae, Calliphoridae, Tachinidae, Bombyliidae, Empididae, Anthomyiidae, Conopidae. Предпочтение отдается ими открытым коротковенчиковым цветкам, но некоторые шмелевидные двукрылые могут посещать и длинновенчиковые. По нашим данным, в условиях Лесостепи (Скуфьин), 1979) на цветках 20 семейств растений было зафиксировано 26 семейств двукрылых, располагающихся в порядке убывания доминирования следующим образом: Syrphidae, Sepsidae, Muscidae, Tachinidae, Calliphoridae, Sarcophagidae, Empididae, Chloropidae, Phoridae и др. По количеству посещений двукрылые заняли первое место (48,4%), за ними идут перепончатокрылые (34,0%) и жесткокрылые (12,8%). Антофилия, по-видимому, древний тип питания двукрылых, развившийся на почве сапрофагии (посещение натеков на деревьях, медвяной росы и т. п.). В энергетическом плане питание нектаром и пыльцой малозначительно, но оно приобретает непропорционально большое, а иногда даже решающее значение, содействуя перекрестному опылению растений и обогащению их генотипа.

Переходя к третьему трофическому слою — хищникам, следует заметить, что плотоядность наряду с сапрофагией — древний способ питания двукрылых (Oldroyd, 1964). В сем. Rhagionidae, Asilidae, Empididae, Dolichopodidae хищничают и личинки, и имаго. В сем. Limoniidae, Chironomidae, Ceratopogonidae, Cecidomyidae, Tabanidae, Syrphidae, Chamaemyidae, Ephydridae, Chloropidae, Scatophagidae, Muscidae, Calliphoridae, Sarcophagidae более или менее широко встречаются хищные личинки. Хищные двукрылые играют заметную роль в регуляции численности многих фитофагов. Так, личинки ктырей в массе уничтожают проволочников, а также личинок чернотелок, хрущей, хлебных жуков, усачей, долгоносиков и других почвенных вредителей растений (Рихтер, 1969). Взрослые ктыри деятельно истребляют саранчовых, кузнечиков, молеобразных бабочек, совок, клопов, жуков и других насекомых. Зеленушки рода *Medetera* — известные враги личинок короедов, а многие журчалки в фазе личинки успешно соревнуются с личинками божьих коровок в истреблении колоний тлей.

Третичная продукция хищных двукрылых в общем значительна по биомассе и в совокупности перечисленных семейств входит весомой долей в рацион насекомоядных птиц, стрекоз, ос и пауков, создавая биомассу четвертого трофического слоя. Рядом с хищниками в третьем трофическом слое находят место так называемые хищнические паразиты — сем. Nemestrinidae, Bombyliidae, Pipunculidae, Acroceridae, Tachinidae, некоторые Phoridae, Calliphoridae, Sarcophagidae. Наиболее известна роль жужжал в истреблении саранчовых, а также мух-тахин в истреблении вредных чешуекрылых и клопов.

Иной характер имеет тканевый паразитизм личинок двукрылых на позвоночных животных, преимущественно растительноядных — сем. Gasterophilidae, Oestridae, некоторых Muscidae, Calliphoridae, Sarcophagidae, Nicterebiidae, Streblidae. В этой группе двукрылых формируется энтерозообиос. Разновидностью тканевого паразитизма служит древнее по происхождению кровососание взрослых двукрылых, характерное для большей или меньшей части сем. Culicidae, Ceratopogonidae, Simuliidae, Rhagionidae, Tabanidae, Psychodidae, Muscidae, Hippoboscidae. Биомасса третичного слоя этих насекомых имеет кормное значение для многих групп насекомоядных. Наряду с переносом возбудителя болезней кровососущие виды способствовали в свое время и развитию иммунитета к болезням у животных и человека. Это следует учитывать имея в виду полное уничтожение кровососов, исчезновение которых может повлечь за собой ослабление или даже полное исчезновение естественного иммунитета против опасных заболеваний у всех позвоночных, включая человека.

Из всех биогеоценотических функций двукрылых важнейшей, несомненно, является трофическая обработка отмершей растительной и животной биомассы. Именно эта функция двукрылых должна остаться на будущее время непоколебленной, поскольку функция минерализации остаточной биомассы редуцентами в принципе незаменима какими-либо обработками полей, плантаций и лесов физическими или химическими реагентами. Наоборот, современная усиленная химизация почвы пестицидами и минеральными удобрениями может отрицательно повлиять на деятельность редуцентов, затормозить минерализацию, привести к огрублению почвенного гумуса. Редуцентами служат представители многих таксонов двукрылых. Только под корой и в древесине мертвых деревьев отмечается до 12—13 семейств сапробных двукрылых (Brauns, 1954; Мамаев, 1979). Не меньшее количество семейств фиксируется на разлагающихся трупах и помете различных животных, подвергающихся ускоренной утилизации и переводу в тонкий плодородный гумус. Эта же функция реализуется при трофической обработке личинками двукрылых различных компостов, навоза, соломы, бытовых и производственных отходов.

Антропизация экосистем, ведущая к повсеместному видовому обеднению и качественной нивелировке фаунистических комплексов, существенно сказывается и на отряде двукрылых. И. А. Рубцовым в условиях окрестностей Ленинграда прослежено значительное обеднение видового состава симулиид в связи с загрязнением водотока веществами органического происхождения, причем выпали в основном некровососущие или малоактивные по кровососанию виды, оставшиеся же виды сделались более активными кровососами. По устному сообщению А. А. Штакельберга, ряд мест под Ленинградом, дававшие в прошлом богатые сборы сирфид в последние годы потеряли свое значение в результате прямого воздействия резко увеличившегося потока отдыхающих. Такая же картина нами отмечается и в Воронеже, причем не только для сирфид, но и для ряда редких видов слепней. Затопление речных пойм и осушение увлажненных территорий при мелиорации земель и карьерной добычи полезных ископаемых также относятся к числу антропических факторов, угнетающих фаунистические комплексы двукрылых и требуют внимательного изучения и смягчения негативных сторон этого процесса. В крупных городах формируется урбанистическая фауна двукрылых, где наряду со снижением значения одних видов, например, комнатной мухи, мухи-жигалки, относительно возрастает значение других — некоторых каллифорид, малой комнатной мухи, комаров рода *Culex*. Возрастающее обилие разнотипных и дисперсных бытовых органических отбросов в рекреационной зоне городов и в рудеральных биотопах создает условия для повышения численности их потребителей из двукрылых, выполняющих в какой-то мере и полезную функцию санитаров,

однако и этот процесс должен быть взят под исследовательский контроль. Современное освоение арктики и субарктики накладывает отпечаток на распределение двукрылых. С одной стороны, идет проникновение синантропных мух на север, с другой — наблюдается иммобилизация местных диких видов мух для заполнения новых экологических ниш в населенных пунктах.

В настоящее время возрастает, хотя и не так быстро, как надо было бы, площадь заповедных и охраняемых территорий. Недавно принятое новое типовое положение о заповедниках укрепляет их значение как хранилищ генетического фонда, в том числе, конечно, и богатейшего генетического фонда двукрылых насекомых. К сожалению, в заповедниках насекомым вообще, а двукрылым в особенности, не уделяется должного внимания — не исследуется их видовой состав, роль в круговороте и сохранности экосистем и т. д. Необходимо шире популяризировать высокую ценность фауны двукрылых как неотъемлемой составной части охраняемых в заповеднике природных ресурсов и разрабатывать обоснованные рекомендации по улучшению охранного режима для фаунистических комплексов двукрылых в заповедниках, заказниках, памятниках природы, национальных парках. С другой стороны, необходима разработка мер по сохранению функционально полезной фауны двукрылых на полях, в садах, в лесах, прежде всего опылителей, минерализаторов-редуцентов и регуляторов численности фитофагов, какого-то жесткого минимума этого созданного природой ресурса.

Гиляров М. С. Зоологический метод диагностики почв.— М. : Наука, 1965.— 270 с.

Гринфельд Э. К. Питание двукрылых нектаром и пыльцой и роль их в опылении растений.— Вестн. Ленингр. ун-та, 1955, № 10, вып. 4, с. 15—25.

Ковалев В. Г. Эволюция образа жизни личинок двукрылых насекомых.— В кн.: Вопросы общей энтомологии. Л. : Наука, 1981, с. 128—131.— (Тр. Всесоюз. энтомол. о-ва; **63**).

Кривошеина Н. П. Онтогенез и эволюция двукрылых насекомых.— М. : Наука, 1969.— 251 с.

Макфедьян Э. Экология животных.— М. : Мир, 1965.— 357 с.

Мамаев Б. М. Значение древесины как среды обитания в таксономической дифференциации отряда двукрылых.— В кн.: Экологические и морфологические основы систематики двукрылых насекомых. Л. : Изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1979, с. 50—52.

Рихтер В. А. Сем Asilidae — ктыри.— В кн.: Определитель насекомых Европейской части СССР. Л. : Наука, 1969, т. 5, ч. 1, с. 504—531.

Родендорф Б. Б. Историческое развитие двукрылых.— М. : Наука, 1964.— 310 с.

Скуфьин К. В. К изучению антофильного комплекса насекомых Галичьей горы.— В кн.: Изучение заповедных ландшафтов Галичьей горы. Воронеж : Изд-во Воронеж. ун-та, 1979, с. 11—22.

Brauns A. Untersuchungen zur angewandten Bodenbiologie. Bd. 1. Terricole Dipterenlarven.— Goettingen, 1954.— 179 S.

Oldroyd H. The natural historie of flies. "The world naturalist" editor: Richard Carrington.— London : Weidenfeld and Nicolson, 1964.— 324 p.

Воронежский университет
им. Ленинского комсомола

Поступила в редакцию
25.X 1982 г.